

南水青冈属花粉形态类型及其分类学意义

王萍莉 溥发鼎 郑中华

(中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

Pollen morphology of the genus *Nothofagus* and its taxonomic significance

WANG Ping-Li PU Fa-Ting ZHENG Zhong-Hua

(Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041)

Abstract The present paper describes the pollen morphology of 26 species and 2 varieties in *Nothofagus* from Australia, New Zealand, New Caledonia, New Guinea and South America. Pollen grains were all examined with light microscope (LM), scanning electron microscope (SEM) and transmission electron microscope (TEM). A comparative analysis of pollen exine ultrastructure was made for some species. The results are summarised as follows: Pollen grains are oblate to prooblate, 5~8-short-colpate, rarely 4- or 9-colpate; colpi generally thickened at margins; pollen surface spinulose. The exine ultrastructure of *Nothofagus* differs considerably from that of the other genera in the Fagaceae. The pollen grains of the species examined here show great differences in shape, size, colpal number and characteristics of colpi at margins and could be divided into three distinct types, i.e. *N. brassii* type; *N. menziesii* type and *N. fusca* type.

Key words Fagaceae; *Nothofagus*; Pollen type

摘要 采用光学显微镜、扫描电镜及透射电镜,对分布于南美洲、澳大利亚、新西兰、新喀里多尼亚岛和新几内亚岛的南水青冈属 *Nothofagus* 26种2变种,包括33份花粉材料,进行了观察测定及超微结构分析研究。通过对花粉的形状、大小、萌发孔特征的比较分析,得出以下结果:南水青冈属花粉粒为扁球形至超扁球形;萌发孔具5~8短沟,稀为4沟或9沟,沟缘普遍加厚;表面具不同形状、大小和疏密的刺状纹饰,花粉外壁超微结构与壳斗科(狭义)其它属迥然不同。研究结果表明,该类群的花粉在形状、大小、沟的数目和沟缘加厚等特征上亦具较大差异,据此可划分为3种类型,即 *N. brassii* 型, *N. menziesii* 型和 *N. fusca* 型。

关键词 壳斗科;南水青冈属;花粉类型

南水青冈属 *Nothofagus* 以其标志特征——壳斗而被置于壳斗科中,并与水青冈属 *Fagus* 共同组成水青冈亚科 Fagoideae。Jenkins(1993)、Melville(1982)、van Steenis(1971)均持此观点,但 Hill & Jordan(1993)、Hill(1991)、Jones(1986)和 Nixon(1982)从外部形态、胚胎学、染色体数目、花粉形态等方面的特点,以及近期郑中华等(1999)从花粉形态及其外壁超微结构特征,进一步论证了南水青冈属与壳斗科(狭义)各属结构上的明显差异,从而支持将南水青冈属独立为科。

国外有关南水青冈属的分类学研究资料较多,但关于花粉形态全面系统研究的报道甚少。笔者在完成中国壳斗科花粉形态及超微结构研究工作的基础上,采用光学显微

镜、扫描电镜及透射电镜, 对南水青冈属 *Nothofagus* 26 种 2 变种进行了详细观察, 并与壳斗科其余 6 属 24 种做了比较分析, 并完成了 9 个种 3 种类型的花粉外壁超微结构观察, 研究结果报道如下:

1 材料和方法

材料取自英国邱植物园和爱丁堡植物园(见附录)。为力求研究方法的准确一致, 对收集的全部材料一次性采用同一的 Erdtman 醋酸酐分解处理, 制备光学显微镜观察片。扫描观察材料处理方法参见文献(王萍莉, 张金谈, 1988); 超薄切片观察材料的制备, 参见文献(郑中华等, 1999; 郑中华, 1988)。JEM-100CX 电子显微镜观察照相。

2 观察结果

2.1 *Nothofagus brassii* 型的花粉特征(*Nothofagus brassii* Type)

花粉粒扁球形至超扁球形, $P/E = 0.52 \sim 0.55 \mu\text{m}$, 极面观为多角形; 大小为 $(12 \sim 19) \mu\text{m} \times (23 \sim 34) \mu\text{m}$, 是该属中最小的花粉类型; 萌发器官为 4~7 沟, 沟较长, 中部和沟端宽窄一致, 沟底深陷, 极面观呈深裂缝状, 部分种的沟中部明显向外突出, 且外突部分明显加厚, 极面观呈现每条沟中部成为一个突出的“角”, 沟界极区大, 沟间区内陷或稍微平直, 因而极面观酷似“星形”; 表面具圆锥形刺状纹饰, 刺顶端急尖, 刺高 $0.8 \sim 2.2 \mu\text{m}$, 刺基直径 $0.6 \sim 1.8 \mu\text{m}$; 外壁 2 层, 厚度 $0.2 \sim 0.5 \mu\text{m}$ (不含刺), 覆盖层较基层薄, 柱状层在萌发孔处由颗粒组成, 沟间区的柱状层由小柱组成。

在我们收集的材料中, 此类型包括以下 8 种:

2.1.1 *N. brassii* van Steenis 图版 I: 1~6, 24

花粉粒扁球形, 极面观为 5~6 角形; 大小为 $(17 \sim 19) \mu\text{m} \times (21 \sim 31) \mu\text{m}$; 具 5~6 沟, 宽窄一致, 中部加厚, 明显外突, 加厚部分近于光滑, 沟间区平或内陷; 表面为疏密不均的圆锥状尖刺, 刺高 $1.2 \sim 2.1 \mu\text{m}$, 刺基直径 $0.5 \sim 1.5 \mu\text{m}$ 。

2.1.2 *N. carrii* van Steenis 图版 I: 13~17

花粉粒扁球形, 极面观呈 4~6 角形或正方形; 大小为 $(15 \sim 17) \mu\text{m} \times (23 \sim 27) \mu\text{m}$; 具 4~6 沟, 沟中和端部宽度一致, 沟缘刺小、稀疏, 沟间区较平; 表面具细密圆锥状小刺。

2.1.3 *N. flaviramea* van Steenis 图版 I: 18~23

花粉粒超扁球形, 极面观一般为正六角形; 大小为 $(12 \sim 14) \mu\text{m} \times (27 \sim 34) \mu\text{m}$; 具 6 沟, 沟短, 深陷, 宽窄一致, 沟间区平或内陷; 表面具大小、疏密不一的圆锥状尖刺。

2.1.4 *N. pseudoresinosa* van Steenis 图版 I: 7~12, 25

花粉粒扁球形, 极面观 5~6 (~7) 角形; 大小为 $(16.5 \sim 18) \mu\text{m} \times (29 \sim 31) \mu\text{m}$; 具 5~6 (~7) 沟, 沟狭窄, 深陷, 沟端开放, 沟中部明显外突, 沟间区及沟界极区均内陷(图版 I: 11); 表面具圆锥状急尖刺, 刺高大于刺基宽度。

2.1.5 *N. pullei* van Steenis 图版 II: 10~16

花粉粒扁球形, 极面观 5~7 角形; 大小为 $(14 \sim 19) \mu\text{m} \times (27 \sim 30) \mu\text{m}$; 沟及沟底均较宽, 中部突出, 沟间区内陷, 沟界极区平宽(图版 II: 11); 沟缘和沟间区均密集锥形尖刺。

2.1.6 *N. resinosa* van Steenis 图版II: 1~5

花粉粒扁球形,极面观5~6角形;大小为 $(15\sim 17)\mu\text{m} \times (29\sim 32)\mu\text{m}$;具5~6沟,沟宽,下陷沟底呈“V”字形,沟缘密被刺,沟间区和沟界极区均内陷(图版II: 1);表面具疏密不均的锥状急尖刺。

2.1.7 *N. starckenborghii* van Steenis 图版II: 17~22

花粉粒扁球形,极面观4~6角形;大小为 $(15\sim 17)\mu\text{m} \times (30\sim 32)\mu\text{m}$;具4~6沟,沟宽而深,沟缘突出且加厚,沟间区向内陷,沟界极区平整(图版II: 21~22);表面具锥形尖刺状纹饰。

2.1.8 *N. cunninghamii* (Hook. f.) Oerst. 图版II: 6~9

花粉粒扁球形和超扁球形,极面观5~7角形;具5~7沟,沟缘显著加厚,沟细而直,下陷呈深裂缝状,沟间区及沟界极区内陷;表面具圆锥形刺状纹饰。该种以此花粉类型为主,约占90%。

2.2 *Nothofagus menziesii* 型的花粉特征(*Nothofagus menziesii* Type)

花粉粒通常为扁球形,极少为超扁球形,赤道面观为椭圆形,极面观为6~8(~9)边(角)形,每个边通常平直或稍内陷;大小为 $(28\sim 37)\mu\text{m} \times (37\sim 59)\mu\text{m}$,为该属中最大花粉类型;萌发孔数变化较大,(5~)6~8(~9)沟,沟细长,呈浅裂缝状,有时极不明显,但多条沟等距离分布于花粉表面;外壁层次不分明,壁薄,约 $0.1\sim 0.2\mu\text{m}$ (不包括刺);外壁覆盖层厚度为基层的 $1/3\sim 1/2$,萌发孔及沟间区的柱状层由颗粒组成;表面密被颗粒尖刺状纹饰,刺高 $1.1\sim 2.3\mu\text{m}$,刺基宽 $0.4\sim 0.9\mu\text{m}$ 。

此类型包括以下7种和1变种:

2.2.1 *N. menziesii* (Hook. f.) Oerst. 图版IV: 8~10, 13

花粉粒扁球形,极面观6~8(~9)边形; $(32\sim 35)\mu\text{m} \times (57\sim 59)\mu\text{m}$;具6~8(~9)条沟,沟细长,较明显外突,沟间区平直;外壁极薄,常有褶皱,酷似“合沟”,表面密被渐尖刺状纹饰。

2.2.2 *N. leonii* Espinosa 图版III: 8~10

花粉粒扁球形,极面观5~7边形或近圆形;大小为 $(28\sim 29)\mu\text{m} \times (42\sim 49)\mu\text{m}$;具5~7沟,沟较长,明显,沟缘略加厚,微外突,似“星状”,沟间区平直或微内陷;外壁2层非常清晰,表面具尖细刺状纹饰。

2.2.3 *N. moorei* (F. Muell.) Krasser 图版IV: 11~12, 17~18

花粉粒扁球形,极面观7~8边形;大小为 $(29\sim 32)\mu\text{m} \times (45\sim 55)\mu\text{m}$;具7~9沟,通常为8沟,沟短而不明显,仅在极面可观察到突出部分;外壁层次不清,表面密被尖刺状纹饰,刺分布不均,刺高度与刺基宽近相等。

2.2.4 *N. procera* (Poepp et Endl.) Oerst. 图版IV: 4~7

花粉粒宽扁球形,极面观不规则形;大小为 $(32\sim 35)\mu\text{m} \times (43\sim 47)\mu\text{m}$;具6~8(~9)条沟,沟细长,达极区,沟间区平直少有内陷;外壁2层,清晰,表面密被颗粒尖刺状纹饰。

2.2.5 *N. untarctica* (Hook. f.) Oerst. 图版IV: 2~3

花粉粒扁球形,极面观近圆形、多边形或不规则形;大小为 $(29\sim 33)\mu\text{m} \times (49\sim 53)\mu\text{m}$ 。

μm ; 具 6~7 沟, 沟极不明显, 沟间区较平, 沟缘无加厚; 外壁 2 层, 层次清晰, 表面密被尖刺状纹饰。

2.2.6 *N. obliqua* (Mirb.) Oerst.

本种含 4 份材料, 按分析号分述如下:

6(1) *N. obliqua* 分析号 18, 标本采集号 507, 采集地南美洲。图版 IV: 14~16

花粉粒扁球形, 极面观近圆形或多边形; 大小为 $(25 \sim 32) \mu\text{m} \times (41 \sim 43) \mu\text{m}$; 具 7~8 沟, 8 沟为主, 沟长, 明显易见, 沟边略有加厚, 沟间区平直。

6(2) *N. obliqua* 分析号 20, 标本采集号 C. 4700(栽培), 采集地英国爱丁堡。图版 III: 16~17; 图版 IV: 1

花粉粒扁球形, 极面观为不规则多边形; 大小为 $(30 \sim 34) \mu\text{m} \times (40 \sim 51) \mu\text{m}$; 具 6~7 (~8) 沟, 极面观沟不明显。

6(3) *N. obliqua* 分析号 21, 标本采集号 336, 采集地新西兰。图版 III: 11~13

花粉粒扁球形, 极面观为不规则多边形; 大小为 $(27 \sim 33) \mu\text{m} \times (42 \sim 45) \mu\text{m}$; 具 6~7 沟, 沟不明显, 外壁薄, 常具皱褶。

6(4) *N. obliqua* var. *macranthera* Nirbch 分析号 19, 采集号 120, 采集地南美洲。图版 III: 14~15

花粉粒扁球形, 极面观近圆形; 大小为 $(26 \sim 34) \mu\text{m} \times (38 \sim 50) \mu\text{m}$; 具 6~7 沟, 沟极不明显亦不外突; 外壁常具皱褶。

2.2.7 *N. cunninghamii* (Hook.f.) Oerst. 图版 III: 1~7

花粉粒扁球形至超扁球形, 极面观 6~7 边形; 大小为 $(16 \sim 21) \mu\text{m} \times (45 \sim 53) \mu\text{m}$; 具 6~7 沟, 沟明显或不明显, (图版 III: 2, 3, 6, 7) 沟间区平直; 表面具疏密不一的颗粒尖刺状纹饰。该种中仅有少量花粉属此类型。

2.3 *Nothofagus fusca* 型花粉特征 (*Nothofagus fusca* Type)

花粉粒扁球形, 赤道面观宽椭圆形, 极面观近圆形或多边形; 大小为 $(20 \sim 27) \mu\text{m} \times (29 \sim 41) \mu\text{m}$, 介于前两类型之间; 萌发器官为 5~8 沟, 沟细而短, 大约为极轴长度的 $1/4 \sim 1/3$, 在沟中部常有缢缩, 沟缘外壁加厚, 且一直延至沟底, 在极面观时呈现为半圆形向内凹陷的加厚状 (如图版 VI: 4, 8 等), 其加厚程度因不同种或同种不同花粉而异; 外壁 2 层, 厚度 $0.4 \sim 0.6 \mu\text{m}$ (不包括刺), 覆盖层厚度与基层几乎相等, 柱状层结构有由颗粒过渡到小柱的趋势; 表面具稀疏锥刺状纹饰, 刺的大小不均, 相间混杂, 顶端急尖, 刺高约 $0.7 \sim 1.2 \mu\text{m}$, 刺基宽 $0.6 \sim 1.4 \mu\text{m}$ 。

此类型包括以下 12 种和 1 变种:

2.3.1 *N. fusca* (Hook.f.) Oerst. 图版 V: 1~5

花粉粒大小为 $(24 \sim 28) \mu\text{m} \times (31 \sim 35) \mu\text{m}$; 具 5~8 沟, 沟长 $6 \mu\text{m}$ 左右, 沟端和中部等宽, 沟缘和沟底均加厚。

2.3.2 *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. 图版 V: 11~14

花粉粒大小为 $(25.2 \sim 29) \mu\text{m} \times (30 \sim 33.6) \mu\text{m}$, 具 6~7 沟, 沟长 $4.5 \mu\text{m}$ 左右, 沟缘向内或向外侧加厚。

2.3.3 *N. alessandri* Espinosa 图版 V: 6~10

花粉粒大小为 $(13 \sim 21) \mu\text{m} \times (31 \sim 36) \mu\text{m}$;具5~7沟,沟长 $6 \mu\text{m}$ 左右、中部有时缢缩,沟缘向内侧加厚且直延至沟底,呈明显的半圆形。

2.3.4 *N. arunecata* Blume. (属模式) 图版V: 18~21

花粉粒大小为 $(23.1 \sim 25.2) \mu\text{m} \times (34.7 \sim 40) \mu\text{m}$;具5~7沟,沟直,长约 $5 \mu\text{m}$,沟缘、沟底均有明显的半圆形加厚。

2.3.5 *N. betuloides* (Mirb.) Oerst. 图版V: 15~17

花粉粒大小为 $(21 \sim 24) \mu\text{m} \times (35 \sim 38) \mu\text{m}$;具5~7沟,沟长约 $4 \sim 7 \mu\text{m}$ 或更长,可一直延长至极区,沟缘、沟底具半圆形加厚。

2.3.6 *N. solandri* (Hook. f.) Oerst. var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole 图版VI: 1~6

花粉粒大小为 $(21 \sim 23) \mu\text{m} \times (26 \sim 34) \mu\text{m}$;具5~8沟,沟较长而直,约 $6 \sim 8 \mu\text{m}$,沟底具半圆形加厚。

2.3.7 *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. 图版VI: 7~11

花粉粒大小为 $(23.3 \sim 26.5) \mu\text{m} \times (32 \sim 39) \mu\text{m}$;具5~6沟,沟长 $5 \sim 6 \mu\text{m}$,沟缘和沟底外壁均明显加厚,加厚部分近光滑。

2.3.8 *N. grandis* van Steenis. 图版VI: 12~15

花粉粒大小为 $(23 \sim 28) \mu\text{m} \times (30 \sim 37) \mu\text{m}$;具(6~)7沟,沟细,长约 $7 \sim 10 \mu\text{m}$,沟缘向外向内侧加厚,沟底具半圆形加厚。

2.3.9 *N. gunnii* (Hook. f.) Oerst. 图版VI: 16~18

花粉粒大小为 $(23 \sim 28) \mu\text{m} \times (31 \sim 37) \mu\text{m}$;具6~8沟,沟细、长约 $7 \sim 8 \mu\text{m}$,沟缘向外、向内侧加厚,沟底略有加厚。

2.3.10 *N. nervosa* (R. Phil.) Krasser. 图版VII: 1~3

花粉粒大小为 $(16 \sim 28) \mu\text{m} \times (33 \sim 48) \mu\text{m}$;具5(~6)沟,沟短而宽,沟缘向外略加厚,加厚部分近光滑。

2.3.11 *N. nitida* Reiche 图版VII: 4~7

花粉粒大小为 $(26 \sim 28) \mu\text{m} \times (38 \sim 41) \mu\text{m}$;具5~7沟,沟细而长,长约 $7 \mu\text{m}$,沟缘内、外及沟底加厚明显,沟缘光滑。

2.3.12 *N. pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser 图版VII: 8~12

花粉粒大小为 $(25 \sim 28) \mu\text{m} \times (35 \sim 40) \mu\text{m}$;具5~6(~7)沟,沟短而宽,长仅 $3 \sim 5.5 \mu\text{m}$,其长度为宽度的0.6~2.5倍,甚似孔状沟,沟缘加厚,突出,光滑。

2.3.13 *N. solandri* (Hook. f.) Oerst. 图版VII: 18~24

花粉粒大小为 $(21 \sim 22) \mu\text{m} \times (31 \sim 35) \mu\text{m}$;具(6~)7~8(~9)沟,沟细长,长 $6 \sim 9 \mu\text{m}$,沟缘向内侧具有明显加厚,且一直延至沟底。

2.3.14 *N. solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole 图版VII: 13~17

花粉粒大小为 $(18 \sim 21) \mu\text{m} \times (26 \sim 31) \mu\text{m}$;具(5~)6~8沟,沟长 $6 \sim 7 \mu\text{m}$,沟缘和沟底向内侧加厚显著。

(注: 2.3.6节 *N. solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole 与 2.3.14节为同一变种,因材料来源不同,花粉形态略有差异,在此一并列上。)

3 讨 论

3.1 南水青冈属 *Nothofagus* 3 种花粉类型比较

本文对以上 26 种 2 变种 (含 33 份材料) 的花粉进行观察测定后, 根据其形状、大小、萌发器官——沟的 N、P、C (数目、位置、特征)、外壁超微结构特征以及表面刺状纹饰的变化, 将其区分为 3 种不同的类型 (见表 1)。

表 1 南水青冈属花粉类型比较
Table 1 Comparison of pollen types in *Nothofagus*

特征 Characteristics	类型 I Type I <i>N. brassii</i> type	类型 II Type II <i>N. menziesii</i> type	类型 III Type III <i>N. fusca</i> type
花粉形状 Pollen shape	扁球形至超扁球形 oblate to peroblate	扁球形 oblate	扁球形 oblate
极面观和极区 Polar view & polar area	4~7 角(边)形, 极区大, 凹陷或平直 4~7-polygonal, polar area large, sunken or flat	6~8(~9)边形, 极区大, 凹陷或凸起 6~8(~9)-polygonal, polar area large, sunken or convex	5~8 边形或近圆形, 极区大, 凹陷 5~8-polygonal or subcircular, polar area large, sunken
大小 Size(μm)	(12~19) × (23~34)	(28~37) × (37~59)	(20~27) × (29~41)
萌发孔(沟)的 数目、位置 and characteristics of aperture (colpus)	4~7 沟, 沟长, 下陷沟底呈深裂缝状, 沟间区内陷, 沟缘加厚 4~7-colpate, colpi long, bottom of colpi deeply lobed, intercolpium concave, costae colpi slightly thickened	6~8(~9)沟, 沟长, 下陷沟底呈浅裂楔形, 沟外突不明显, 沟间区 平直, 沟缘外壁不加厚 6~8(~9)-colpate, colpi long, bottom of colpi shallowly lobed and cuneate, intercolpium flat, costae colpi not thickened	5~8 沟, 沟短, 下陷沟底 呈半圆形, 沟间区平直或微 外突, 沟缘外壁明显加厚 5~8-colpate, colpi short, bottom of colpi semicircular, intercolpium flat or slightly convex, costae colpi distinctly thickened
外壁结构(超微结构) Ultrastructure of exine	覆盖层厚 < 基层, 柱状层在萌发孔处 由颗粒组成, 沟间区 的柱状层由小柱组成。 tectum < foot layer, the columellate layer is composed of granules at aperture but columns at intercolpium	覆盖层厚 = 1/3 或 1/2 基层, 沟及沟间区的 柱状层均由颗粒组成 tectum = 1/3 or 1/2 foot layer, the columellate layer is composed of granules at both colpus and intercolpium	覆盖层厚 \approx 基层, 柱状层由颗粒组成 tectum \approx foot layer, the columellate layer is composed of granules
纹饰特征 Characteristics of ornamentation	圆锥或颗粒形刺, 刺高度 0.8~2.2 μm , 刺基部直径 0.6~1.8 μm conic or granular echinate, spines 0.8~2.2 μm high, 0.6~1.8 μm in diameter at base	颗粒尖刺, 刺高度 1.1~2.3 μm , 刺基部直径 0.4~0.9 μm granular acute-echinate, spines 1.1~2.3 μm high, 0.4~0.9 μm in diameter at base	稀疏锥刺状, 大小不一, 刺高度 0.7~1.2 μm , 刺基部直径 0.6~1.4 μm sparsely conic echinate, spines different in size, 0.7~1.2 μm high, 0.6~1.4 μm in diameter at base

3.2 南水青冈属 *Nothofagus* 属下分类及花粉类型所含种类

为了讨论的方便, 兹将 Hill 和 Read (1991) 建立的南水青冈属 *Nothofagus* 属下分类系统列于表 2。

根据南水青冈属 *Nothofagus* 种群间的花粉形状、大小、沟的数目和沟缘加厚等特征上

的差异,可将其花粉划分为 3 种不同类型,如表 3。

表 2 是 Hill & Read (1991)以花粉形态为主,结合壳斗裂瓣的数目、形状,叶形、叶片气孔和角质的特征及地理分布等,对南水青冈属的属下阶层划分。表 3 完全是根据南水青冈属花粉形态进行的属下分类,研究结果与表 2 基本一致,所不同的是 Hill & Read (1991)的 subgenus *Fuscaspora* 和 subgenus *Nothofagus* (包括 sect. *Nothofagus* 和 sect. *Pumiliae*)均为同一个花粉类型,即 *N. fusca* 型。另外,采自新西兰岛的 *N. cunninghamii* 的不

表 2 Hill 和 Read(1991) 建立的南水青冈属属下分类系统
Table 2 Infrageneric classification of *Nothofagus* established by Hill & Read (1991)

Subgenus <i>Nothofagus</i>	Subgenus <i>Fuscaspora</i>	Subgenus <i>Menziesospra</i>	Subgenus <i>Brassospora</i>
section <i>Nothofagus</i> <i>N. antarctica</i> <i>N. betuloides</i> <i>N. dombeyi</i> <i>N. nitida</i> section <i>Pumiliae</i> <i>N. pumilio</i>	<i>N. alessandri</i> <i>N. fusca</i> <i>N. gunnii</i> <i>N. solandri</i> <i>N. truncata</i>	<i>N. alpina</i> * <i>N. cunninghamii</i> <i>N. glauca</i> <i>N. menziesii</i> <i>N. moorei</i> <i>N. obliqua</i>	<i>N. aequilateralis</i> * <i>N. balansae</i> * <i>N. baumanniae</i> * <i>N. brassii</i> <i>N. carrii</i> <i>N. codonandra</i> * <i>N. crenata</i> * <i>N. discoidea</i> <i>N. flaviramea</i> <i>N. grandis</i> <i>N. nuda</i> * <i>N. perryi</i> * <i>N. pseudoresinosa</i> <i>N. pullei</i> <i>N. resinosa</i> <i>N. rubra</i> * <i>N. starkerborghii</i> <i>N. stylosa</i> * <i>N. womersleyi</i> *

* 无花粉材料,未分析。

* No pollen materials are available for research.

表 3 南水青冈属花粉类型及所含种类
Table 3 Pollen type and species of *Nothofagus*

<i>Nothofagus fusca</i> Type	<i>Nothofagus menziesii</i> Type	<i>Nothofagus brassii</i> Type
<i>N. fusca</i> <i>N. antarctica</i> <i>N. alessandri</i> <i>N. aruncata</i> △ <i>N. betuloides</i> <i>N. solandri</i> <i>N. solandri</i> var. <i>cliffortioides</i> △ <i>N. dombeyi</i> <i>N. grandis</i> ☆ <i>N. gunnii</i> <i>N. nervosa</i> △ <i>N. nitida</i> <i>N. pumilio</i>	<i>N. menziesii</i> <i>N. moorei</i> <i>N. leonii</i> <i>N. obliqua</i> <i>N. obliqua</i> var. <i>macranthera</i> △ <i>N. procera</i> △ <i>N. antarctica</i> △ <i>N. cunninghamii</i> ☆	<i>N. brassii</i> <i>N. carrii</i> <i>N. flaviramea</i> <i>N. pseudoresinosa</i> <i>N. pullei</i> <i>N. resinosa</i> <i>N. starkerborghii</i> <i>N. cunninghamii</i>

△: 表 2 中没有的种。

☆: 与 Hill & Read (1991)分析结果不一致的种

△: Not present in table 2.

☆: The analysis results of pollen of these species did not agree with those reported by Hill & Read (1991).

同花粉材料分别属于 2 个不同花粉类型,但主要为 *N. brassii* 型。

本文在 *N. menziesii* 类型中,增加观察了以下 4 种 1 变种: *N. leonii*, *N. procera*, *N. untartica*, *N. obliqua* (包括 3 个不同居群花粉材料), *N. obliqua* var. *macranthera*。

Hill & Read(1991) 将分布于新几内亚岛的 *N. grandis* 种归入 subgenus *Brassospora*。根据笔者的观察,发现其花粉为中等大小, $(23 \sim 28) \mu\text{m} \times (30 \sim 37) \mu\text{m}$, 5~8 沟,下陷沟底呈半圆形,无疑应隶于 *N. fusca* 花粉类型。

本研究结果支持 Hill & Read(1991)认为花粉类型可作为属下分类的重要依据之一的观点。南水青冈属 *Nothofagus* 的属下分类,除根据外部形态及相关特征外,也应结合花粉类型,使其分类更具客观性。

3.3 *N. pumilio* 的花粉表面纹饰及萌发孔

Elsik (1974)在有关北美的南水青冈属 *Nothofagus* 花粉的描述中,认为 *N. pumilio* 花粉的表面纹饰是乳头状,从我们分析的 33 份材料看,从不同的侧面观察其表面纹饰,均为圆锥形或颗粒状刺,顶端急尖、渐尖或尖端不明显,3 种花粉类型的表面纹饰均为刺状,刺状纹饰是该属花粉外壁表面纹饰的共同特征。值得注意的是, *N. pumilio* 的萌发孔非常短而且宽,甚似“孔”状萌发器官。

3.4 总结

通过对实验结果的详细分析比较,笔者认为: (A)花粉形态研究进一步支持了 Hill & Jordan(1993) 将南水青冈属 *Nothofagus* 从壳斗科中分出另立一科(即南壳斗科 *Nothofagaceae*)的意见。(B)根据南水青冈属中种间花粉形态差异,可将其归为 3 种不同的类型,此 3 种类型的划分与 Hill & Read (1991)的属下分类多有吻合,但不完全一致。

参 考 文 献

- Cookson I C, Pik K M, 1955. The pollen morphology of *Nothofagus* Blume subsection *Bipartitae* Steen. Aust J Bot, 3(2): 197~201
- Elsik W C, 1974. *Nothofagus* in North America. Pollen et Spores, 16(2): 285~297
- Hill R S, Read J, 1991. A revised infrageneric classification of *Nothofagus* (Fagaceae). Bot J Linn Soc, 105: 37~72
- Hill R S, 1991. Tertiary *Nothofagus* (Fagaceae) macrofossils from Tasmania and Antarctica and their bearing on the evolution of the genus. Bot J Linn Soc, 105: 73~112
- Hill R S, Jordan G J, 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). Aust Syst Bot, 6: 111~126
- Jenkins R M, 1993. The origin of the Fagaceae cupule. Bot Rev, 59: 81~111
- Jones J H, 1986. Evolution of the Fagaceae: The implications of foliar features. Ann MO Bot Gard, 73: 228~275
- Ma Khin, Sein, 1961. *Nothofagus*, pollen in the London clay. Nature, 80: 1030~1031
- Melville R, 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. Bot J Linn Soc, 85: 75~88
- Nixon K C, 1982. In support of recognition of the family Nothofagaceae Kuprianova. Bot Soc Amer Publ, 162: 102
- van Steenis C G G J, 1971. *Nothofagus*, key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea, 19: 65~98
- Wang P-L(王萍莉), Chang K-T(张金谈), 1988. On the pollen morphology and systematic position of *Trigonobalanus doichangensis*. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 26(1): 44~46
- Wang P-L(王萍莉), Chang K-T(张金谈), 1991. The pollen morphology in relation to the taxonomy and phylogeny of Fagaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 29(1): 60~66
- William R, Philipson F L S, 1988. A classification of the genus *Nothofagus* (Fagaceae). Bot J Linn Soc, 98: 27~

Zheng Z-H(郑中华), 1988. A method of preparing pollen for transmission electron microscopy. *China Bull Bot(植物学通报)*, 5(3): 182~184

Zheng Z-H(郑中华), Wang P-L(王萍莉), Pu F-D(傅发鼎), 1999. Comparative study on pollen exine ultrastructure of *Nothofagus* and other genera of Fagaceae. *Acta Phytotax Sin(植物分类学报)*, 37(3): 253~258

图版说明 Explanation of plates

图版 I ~ II 南水青冈属 *N. brassii* 类型花粉的光镜、扫描电镜、外壁透射电镜照片。

图版 III ~ IV 南水青冈属 *N. menziesii* 类型花粉的光镜、扫描电镜、外壁超薄切片(透射电镜)照片。

图版 V ~ VI 南水青冈属 *N. fusca* 类型花粉的光镜、扫描电镜和透射电镜照片。

Plate I ~ II *N. brassii* pollen type under LM, SEM and TEM.

Plate I 1~6, 24. *N. brassii*; 7~12, 25. *N. pseudoresinosa*; 13~17. *N. carrii*; 18~23. *N. flaviramea*. (1. $\times 910$; 23. $\times 1750$; 11. $\times 665$; 2, 12, 17. $\times 3500$; 24. $\times 7000$; 25. $\times 5500$; the others $\times 1000$)

Plate II 1~5. *N. resinosa*; 6~9. *N. cunninghamii*; 10~16. *N. pullei*; 17~22. *N. starkerborghii*; (1. $\times 900$; 5. $\times 3500$; 11. $\times 630$; 12. $\times 1540$; 21. $\times 1500$; 22. $\times 1340$; the others $\times 1000$)

Plate III ~ IV *N. menziesii* pollen type under LM, SEM and TEM.

Plate III 1~7. *N. cunninghamii*; 8~10. *N. leonii*; 11~13. *N. obliqua* (No.336); 14~15. *N. obliqua* var. *macranthera* (No.120); 16~17. *N. obliqua* (No.C.4700); 18. *N. menziesii* (1. $\times 3500$; 4. $\times 1700$; 10. $\times 3500$; 13. $\times 1300$; 17. $\times 8800$; 18. $\times 10000$; the others $\times 1000$)

Plate IV 1. *N. obliqua* (No.C.4700); 2~3. *N. antarctica*; 4~7. *N. procera*; 8~10, 13. *N. menziesii*; 14~16. *N. obliqua* (No.507, 10762); 11~12, 17~18. *N. moorei*. (6, 8. $\times 1100$; 7, 9, 16, 18. $\times 3500$; 17. $\times 910$; the others $\times 1000$)

Plate V ~ VI *N. fusca* pollen type under LM, SEM and TEM.

Plate V 1~5. *N. fusca*; 6~10, 23. *N. alessandri*; 11~14. *N. antarctica*; 15~17. *N. betuloides*; 18~21. *N. aruncata*; 22. *N. solandri*.

(1. $\times 3500$; 2. $\times 1750$; 7. $\times 2800$; 11. $\times 1200$; 17. $\times 800$; 22. $\times 7800$; 23. $\times 12500$; the others $\times 1000$)

Plate VI 1~6. *N. solandri* var. *cliffortioides*; 7~11. *N. dombeyi*; 12~15. *N. grandis*; 16~18. *N. gunnii* (1. $\times 1600$; 6, 7. $\times 3500$; 11. $\times 500$; 12. $\times 1800$; 15. $\times 3600$; 18. $\times 2500$; the others $\times 1000$)

Plate VII 1~3. *N. nervosa*; 4~7. *N. nitida*; 8~12. *N. pumilio*; 12~17. *N. solandri* var. *cliffortioides*; 18~20. *N. solandri* (No.31); 21~24. *N. solandri* (No.31a) (1, 9, 24. $\times 3500$; 13. $\times 600$; 14. $\times 1500$; 8. $\times 1200$; the others $\times 1000$)

附录: 凭证标本 Appendix: Vouchers

Nothofagus alessandri Espinosa, sine loc. (采集地不详), M. Q. Espinosa, sine no. (采集号不详), 1929-09-22 (K).

N. antarctica (G. Forst.) Oerst., New Zealand(新西兰), Tandia, 83 (K).

N. aruncata Blume., sine loc. and coll. (采集地、采集人不详), 2321(K).

N. betuloides (Mirb.) Oerst., Chile(智利), G. T. Grance, 28667 (C.4699) (E).

N. brassii van Steenis, sine loc. and coll. (采集地、采集人不详), 2321(E).

N. carrii van Steenis, Edinburgh, Britain(英国爱丁堡), cultivated(栽培), J. S. Womersley, 63491(E).

N. cunninghamii (Hook.f.) Oerst., New Zealand(新西兰), N. T. Burbidge, 2996 (K).

N. dombeyi (Mirb.) Oerst., sine loc. (采集地不详), A. Sotiano, 2854(K).

N. flaviramea van Steenis, sine loc. and coll. (采集地、采集人不详), 6307(K).

N. fusca (Hook.f.) Oerst., sine loc. (采集地不详), E. M. Chapman, 258006(K).

N. grandis van Steenis, Australia(澳大利亚), J. S. Womersley, 43928(K).

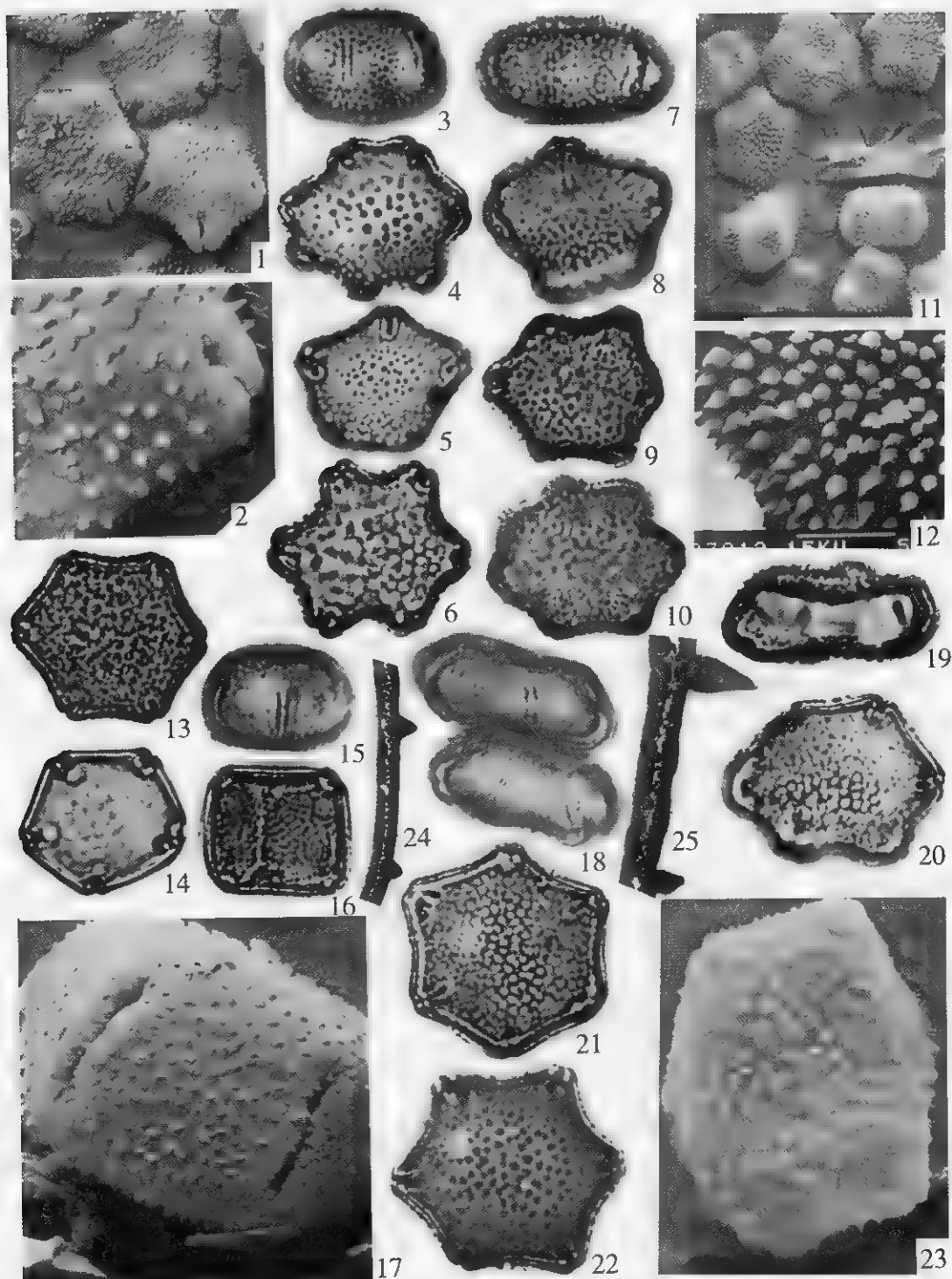
N. gunnii (Hook.f.) Oerst., Australia(澳大利亚), sine coll. (采集人不详), 1828(K).

N. leonii Wspinosa, Australia(澳大利亚), R. Gajardo, 03783(K).

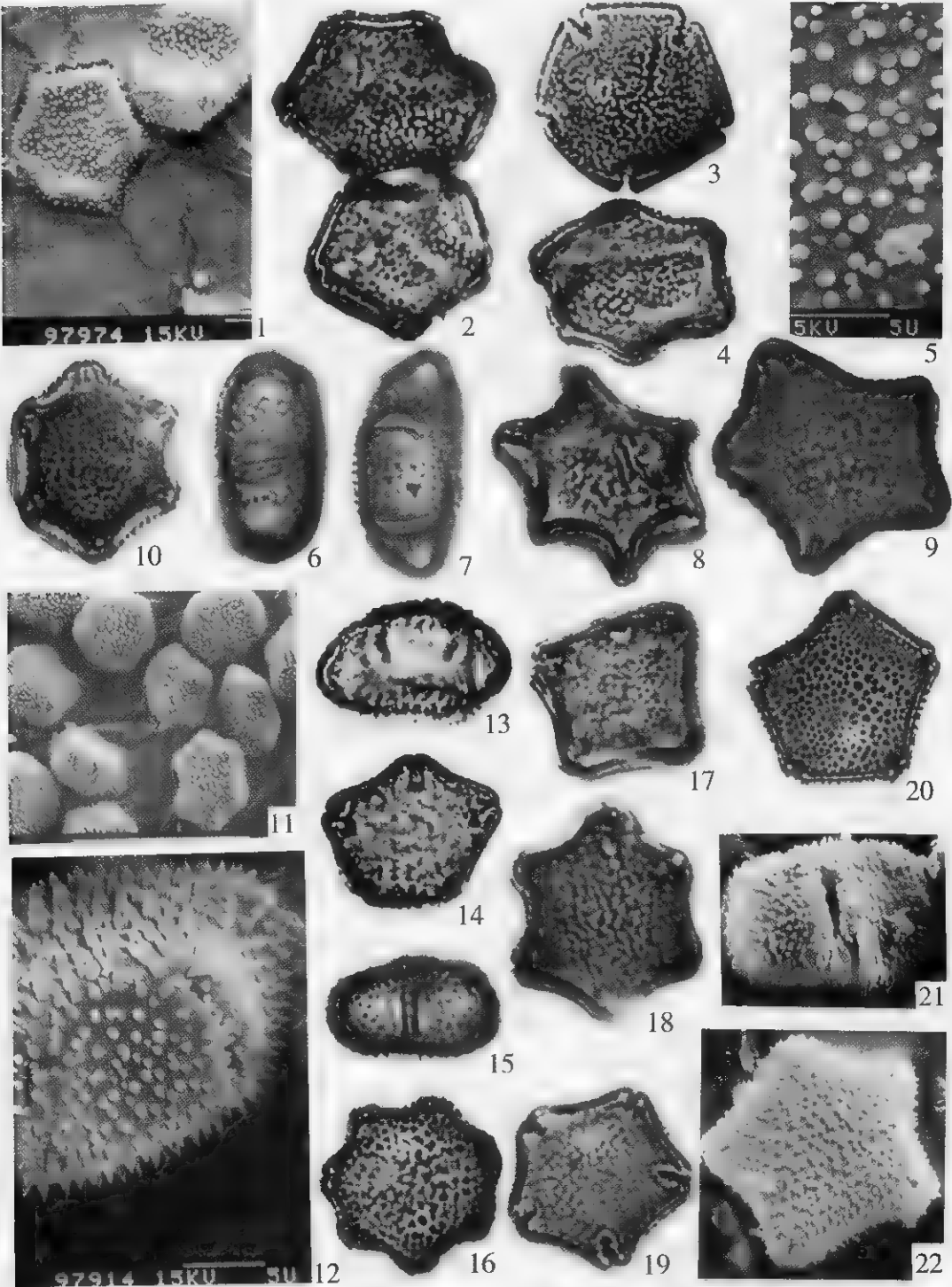
N. menziesii (Hook.f.) Oerst., New Zealand(新西兰), E. M. Chapman, 1907(1908)(K).

- N. menziesii* (Hook. f.) Oerst., Edinburgh, Britain(英国爱丁堡), cultivated(栽培), C. 10833(E).
- N. moorei* (F. Muell.) Krasser, Australia (澳大利亚), L. Durrington, 1393(K).
- N. nervosa* (R. Phil) Krasser, sine loc. (采集地不详), P. Moreau, 37764(K).
- N. nitida* Reiche, sine loc. (采集地不详), M. F. Gardner, 1229(3570)(K).
- N. obliqua* (Mirb.) Oerst., South America (南美洲), H. F. Comber, 507(K).
- N. obliqua* (Mirb.) Oerst., New Zealand (新西兰), sine coll. (采集人不详), 336(K).
- N. obliqua* (Mirb.) Oerst., Edinburgh, Britain(英国爱丁堡), cultivated(栽培), sine coll. (采集人不详), C. 4700 (E).
- N. obliqua* var. *macranthera* Nurbch, South America (南美洲), sine coll. (采集人不详), 120(K).
- N. procera* (Poepp et Endl.) Oerst., Britain (英国), cultivated(栽培), H. F. Comber et S. G. Knees, 724(K).
- N. pseudoresinosa* van Steenis, sine loc. (采集地不详), E. D. Hoogland et R. Schodde, 7204(K).
- N. pullei* van Steenis, sine loc. (采集地不详), E. D. Hoogland et R. Schodde, 7310(K).
- N. pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser, Lenga, Malaysia (马来西亚, 伦加), H. F. Comber, 723(K).
- N. resinosa* van Steenis, sine loc. (采集地不详), R. Puller, 5384(K).
- N. solandri* (Hook. f.) Oerst., sine loc. (采集地不详), H. H. Travers, 12180(294)(E).
- N. solandri* (Hook. f.) Oerst., sine loc. (采集地不详), S. Scofede, 7173(K).
- N. solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole, sine loc. (采集地不详), F. C. Allen, 258578(E).
- N. solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole, sine loc. (采集地不详), W. Pchei, 9151(C.886)(E).
- N. starkenborghii* van Steenis, sine loc. (采集地不详), L. J. Brass, 11369(K).
- N. untarctica* (Hook. f.) Oerst., Edinburgh, Britain(英国爱丁堡), cultivated(栽培), J. J. Valla et al., 4776 (E).

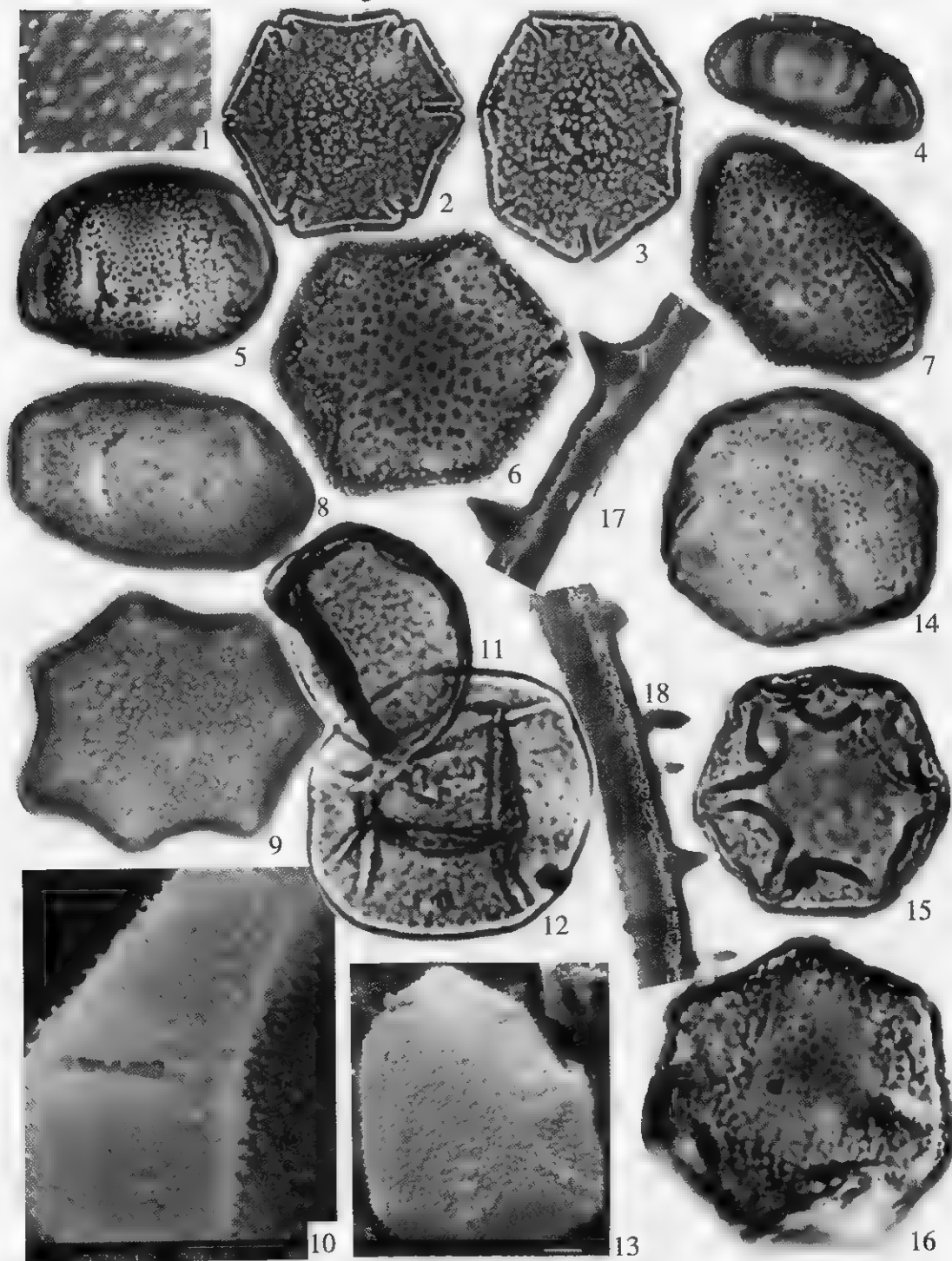
(责任编辑 汪桂芳)



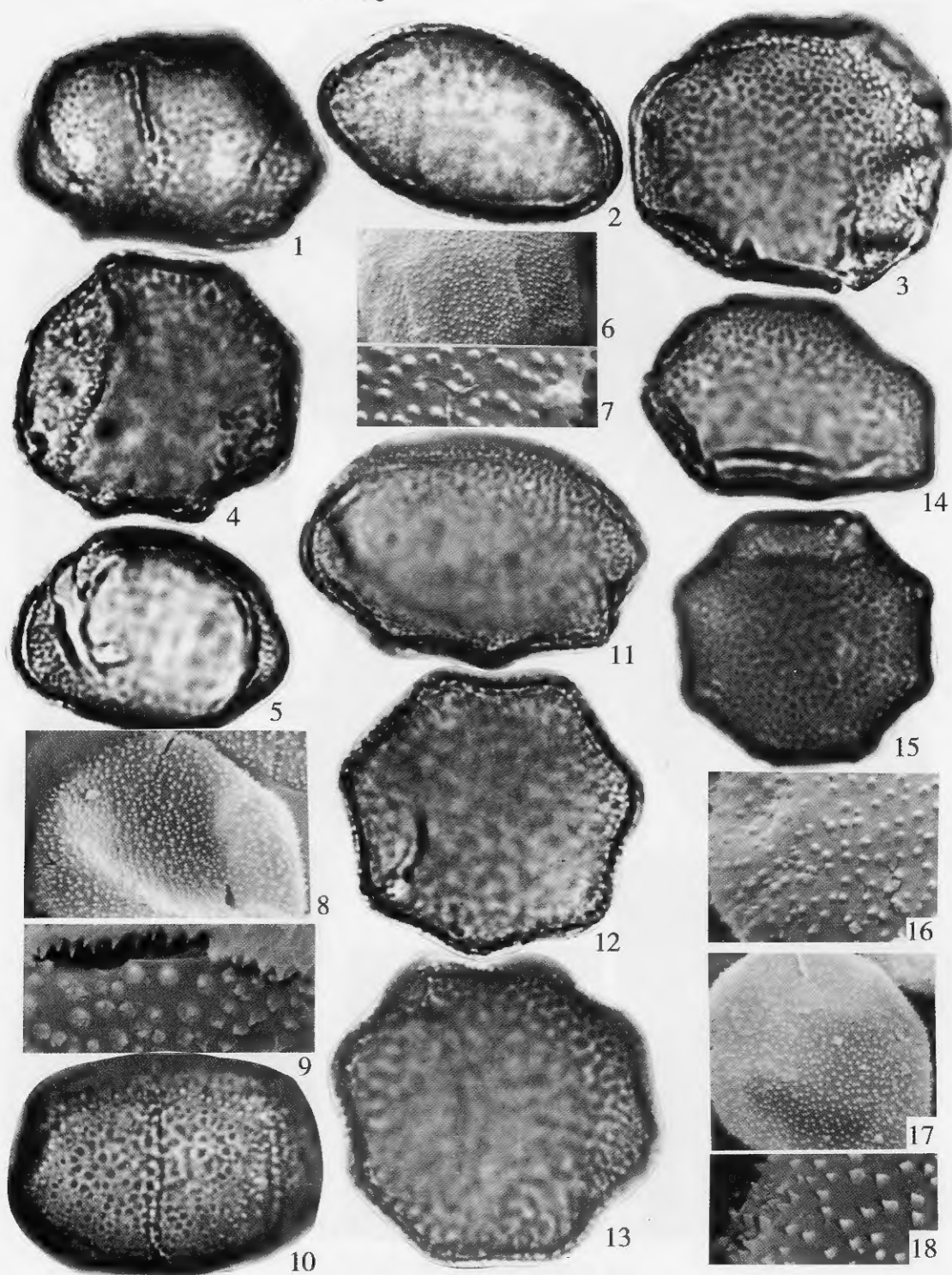
See explanation at the end of text



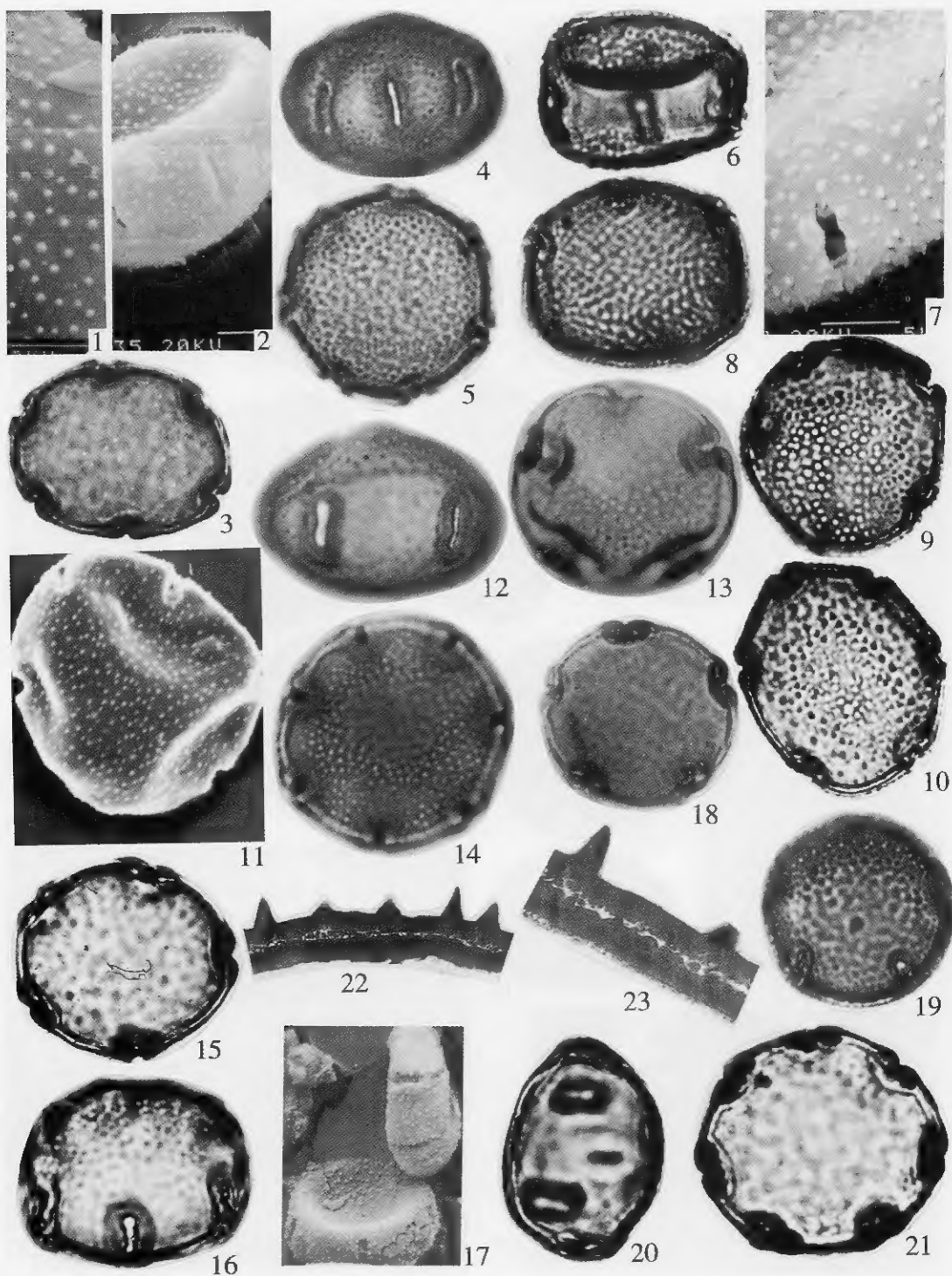
See explanation at the end of text



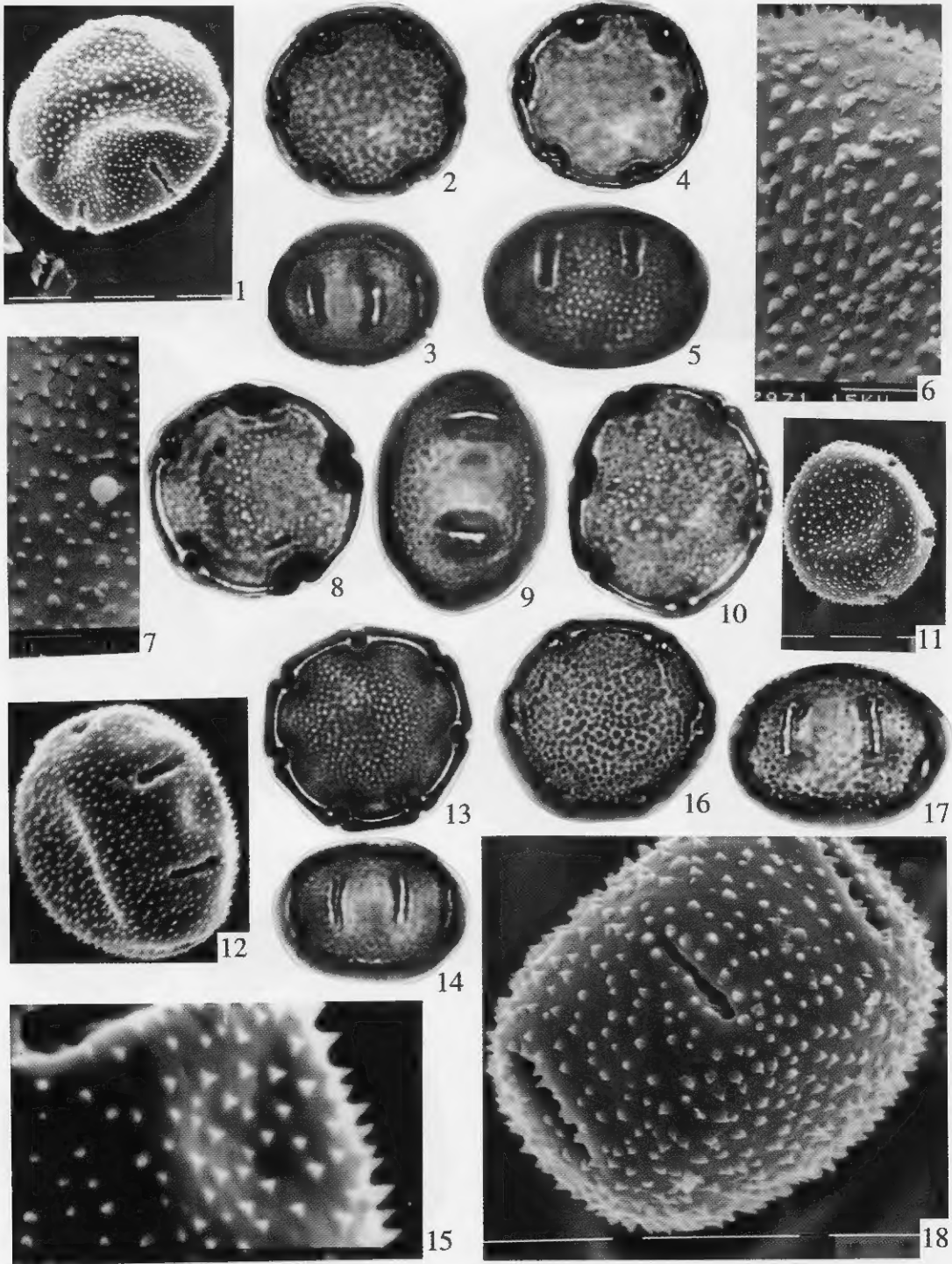
See explanation at the end of text



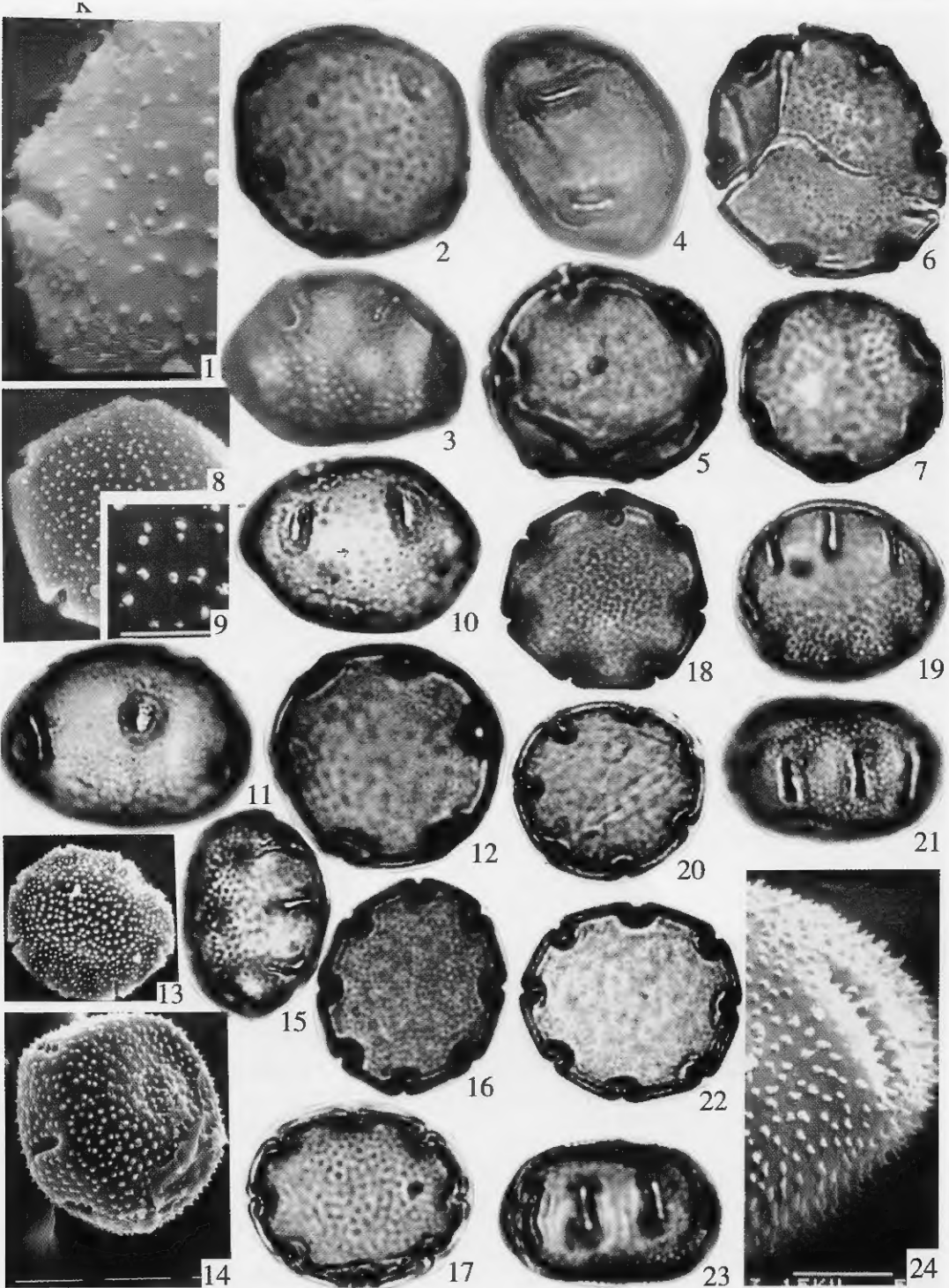
See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text